Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **3**, 1981,
section A, n° 3 : 789-798.

Echiniscoides travei[1] n. sp., un Tardigrade marin des îles Kerguelen (Heterotardigrada)

par Alain Bellido et Michel Bertrand

Résumé. — Description d'*Echiniscoides travei* n. sp. récolté sur le littoral rocheux des îles Kerguelen, proche d'*Echiniscoides sigismundi*. Le système musculaire des pattes et son fonctionnement sont analysés. La description est complétée par les conditions écologiques et un inventaire de la mésofaune des biotopes littoraux dans différentes stations sur les coussinets d'*Ulothrix*.

Abstract. — Description of *Echiniscoides travei* n. sp. from rocky coast of Kerguelen islands, nearly allied to *Echiniscoides sigismundi*. Muscular system of legs and its functioning are analysed. Description is completed by ecological conditions and mesofauna catalogue from rocky shore in different station associated to *Ulothrix* algae.

A. Bellido, *Station biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.*
M. Bertrand, *Laboratoire de Zoogéographie, 34032 Montpellier cedex.*

Les biotopes littoraux en faciès rocheux de l'archipel des Kerguelen (T.A.A.F.) ont déjà fait l'objet d'investigations en vue de l'étude de leur peuplement, en microarthropodes essentiellement (Travé, 1977, 1979 ; Deharveng, 1980). C'est au cours de prospections menées en 1975 dans un certain nombre de biotopes littoraux (Bellido, en prép.) pour l'étude du peuplement oribatologique que nous avons pu rassembler des observations sur les Tardigrades littoraux des Kerguelen.

Six espèces de Tardigrades ont déjà été signalées aux îles Kerguelen :

— Quatre ont des habitats terrestres et appartiennent au genre *Echiniscus* : *E.* (*E.*) *iharosi* Rudescu, 1964, *E.* (*E.*) *kerguelensis* Richters, 1904, *E.* (*E.*) *muscicola* Plate, 1888, et *E.* (*E.*) *wendti* Richters, 1903. *E. wendti* et *kerguelensis* sont deux espèces très proches, présentant une forte régression des appendices latéraux et dorsaux, à l'exception des plus antérieurs.

— Deux espèces vivent dans le milieu interstitiel marin : *Hypsibius* (*Isohypsibius*) *renaudi* Ramazzotti, 1972, et *Hypsibius* (*Hypsibius*) *convergens* Urbanowicz, 1925.

La zone littorale rocheuse balayée par les vagues n'avait pas été prospectée, et l'étude de ce milieu particulier par l'un de nous a permis la récolte d'une nouvelle espèce, *Echiniscoides travei* n. sp.

1. Dédié à M. Joseph Travé dont les travaux contribuent à la connaissance des microarthropodes des Kerguelen.

Liste des abréviations utilisées

A : cirre A ; a. : anus ; Apo. : apodème. — b. : bouche ; b. ant. : bord antérieur ; B.B. : bulbe pharyngien ; b.d. : bord dorsal ; B.P. : bulbe pédieux ; b.s.b. : bord supra-buccal ; b.v. : bord ventral ; b.α : bord antiaxial ; b.π : bord paraxial. — c.i., c.inf. : cirre inférieur ; c.s., c.sup. : cirre supérieur ; cl. : clava. — E : cirre E. — g : orifice génital ; G : glande génitale ; G. ant. : ganglion antérieur ; G.2 : ganglion sous-bulbaire ; g.g. : ganglion de la chaîne ventrale ; g.s. : glande salivaire. — int. : intestin. — L.L. : lobe latéral du cerveau ; l.m. : lobe médian du cerveau. — m.ant. : muscle antérieur de la patte ; mdv3, mdv4 : troisième et quatrième muscle dorso-ventral, impair et segmentaire de la patte ; mdv.i. : muscle dorso-ventral intersegmentaire ; mdvα, mdvπ : muscles dorso-ventraux segmentaires, antiaxial et paraxial ; mdv α ext. : muscle dorso-ventral antiaxial de la musculature extrinsèque de la patte ; m. post. : muscle postérieur de la patte ; m. st. : muscle des stylets ; m.v. : muscle longitudinal ventral ; m.α, m.π : muscles pairs, antiaxial et paraxial dorso-ventraux de la patte. — œ : œil ; ov. : oviducte. — P : papille ; PI, PII, PIII, PIV : patte de la 1re, 2e, 3e, 4e paire ; P4 : papille de la quatrième patte ; P. post. : plaque postérieure. — st. : stylets. — t.b. : tube buccal ; ti, t. inf. : tendon inférieur de la griffe ; ts, t. sup. : tendon supérieur de la griffe. — q, w, e, ξ, G., η : points d'insertion musculaire (notation de Marcus).

Echiniscoides travei n. sp.

Locus tipicus : Iles Kerguelen, littoral rocheux (étage médiolittoral) supérieur, sur *Porphyra* sp. associé à des algues vertes *Ulothrix* sp.

Type, dépôt : 5 animaux conservés en alcool sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Matériel : Nous avons examiné en détail plus de 20 individus provenant des deux biotopes de récoltes. L'ensemble semble donner un échantillonnage assez complet des classes d'âge avec mâles et femelles et subadultes. Nous n'avons pas d'œufs (*Echiniscoides sigismundi* pond des œufs libres et notre espèce doit certainement faire de même).

Morphologie externe (fig. 1 et 2)

La plus grande longueur varie entre 150 et 420 µm selon les individus. Les femelles âgées ont donc une taille plus grande que chez *Echiniscoides sigismundi* (100 à 340 µm selon L. Cuenot, 1932). La cuticule est lisse, sans plaques cuirassées, à l'exception du dernier segment dorsal dont la partie dorsale est plus sclérotisée que le reste du corps.

La forme du corps est typique du genre. Par rapport à *sigismundi*, l'épine de la PIII est réduite à une papille. En revanche, la papille de la PII est présente (absente chez *sigismundi*), le cirre A est réduit, l'épine E (cirre E) aussi, les expansions des lobes latéraux se rattachent à la partie antérieure du corps au niveau d'un repli tégumentaire bien marqué, le bord supra-buccal (b.s.b., fig. 1 et 2). Celui-ci passe vers l'avant au-dessus de la bouche et entre les cirres buccaux supérieurs et inférieurs (c. sup. et c. inf., fig. 2). Ces derniers sont très petits, aplatis dorso-ventralement, ce qui leur donne un aspect foliacé. Ils entourent une bouche saillante entourée d'une double collerette épaissie qui dépasse le bord antérieur du corps (b. ant., fig. 2) quand elle est développée au maximum.

L'extrémité céphalique porte les yeux (œ.) latéro-dorsaux, constitués de grains foncés disposés en croissant concave vers l'intérieur. Vers l'arrière, au niveau de l'appendice A, se trouve une papille, clava (cl.) simple et globuleuse. La cuticule dorsale est lisse, ne porte

aucune épine ou cirre à l'exception du dernier pseudo-segment : un court appendice au niveau du cirre E des *Echiniscus*, plus court que chez *Echiniscoides sigismundi*. Dorsalement une sclérotisation délimite une plaque terminale (P. post.), fendue postérieurement en deux lobes au-dessus de l'anus. Elle est faiblement carénée et montre deux concavités latérales de part et d'autre de la carène médiane.

Chaque pied, à l'exception de la première paire, porte une papille (P). La papille antérieure de la PIII est en position homologue de l'épine de la PIII de *E. sigismundi*. Cette patte porte aussi une très petite papille molle, postéro-ventrale (< 3 µm) qui se confond aisément avec l'épaisseur du tégument la reliant au corps. Cette deuxième papille n'existe qu'à cette patte.

Les ongles des griffes sont simples, disposés en éventail au sommet du pied. Ils sont dégagés d'une palmure basale qui remonte le long de l'ongle jusqu'à la base de la courbure aux trois pieds postérieurs, les ongles de la PI étant nettement mieux dégagés. Le nombre d'ongles varie entre les individus (avec l'âge ?). Il est le plus souvent de 8 à 11, mais les griffes du même individu peuvent en posséder le même nombre. Les ongles sont subégaux et caractéristiques du genre. Recourbés vers l'arrière au sommet du pied sur PI, PII, PIII, ceux de la PIV sont dirigés vers l'arrière. La troisième et la quatrième paire permettent donc un accrochage solide sur un support, alors que les deux premières paires recherchent de nouveaux points d'appui, comme chez les Echiniscidae.

Morphologie interne (fig. 1 et 2)

La bouche (b.) est protubérante et en position légèrement ventrale, le tube buccal (t.b.) est mince (de diamètre inférieur à 5 µm) poursuivi au niveau de la première paire de pattes par un bulbe pharyngien (B.B.), volumineux, brièvement ovale. Les stylets (st.) sont très minces, accolés au bulbe proximalement et sans support. Le tube buccal se poursuit dans le bulbe par trois prolongements arqués du bulbe et en délimitant la lumière.

Le bulbe se poursuit par un intestin (int.) lobé à cinq diverticules pairs débouchant dans l'anus (a.) situé entre la 4e paire de pattes comme l'a figuré L. Cuénot (1932) et non Marcus (1927). L'oviducte (ov.) de la glande génitale (G.) de la femelle contourne l'intestin par la gauche. Il débouche en avant de l'anus entre les 3e et 4e paires de pattes par le pore génital (g.). L'anus est en position terminale ventrale, entre la quatrième paire de pattes. Au niveau des pattes on distingue aisément les bulbes pédieux (B.P.) contenant, sur des animaux prêts à muer (stades simplex), les griffes en formation.

Musculature des pattes (fig. 3 et 4)

Chaque patte est richement muscularisée et c'est apparemment une caractéristique du genre. A la musculature directement insérée à l'intérieur de la patte s'ajoute une musculature ventro-dorsale qui s'insère à l'extrémité antérieure et postérieure du pied. Celle-ci se superpose à la musculature ventro-dorsale du corps. Il faut distinguer la musculature de la griffe constituée par le tendon supérieur et le tendon inférieur de la griffe (t.s. et t.i., fig. 2 et 3 ; t. sup., t. inf., fig. 4), ou musculature intrinsèque de la patte, de la musculature extrinsèque, paire par griffe, (m.d.v. ext α et π) qui s'attache aux apodèmes (apo., fig. 2) antérieurs et postérieurs au niveau de l'articulation de la patte avec le corps. La muscula-

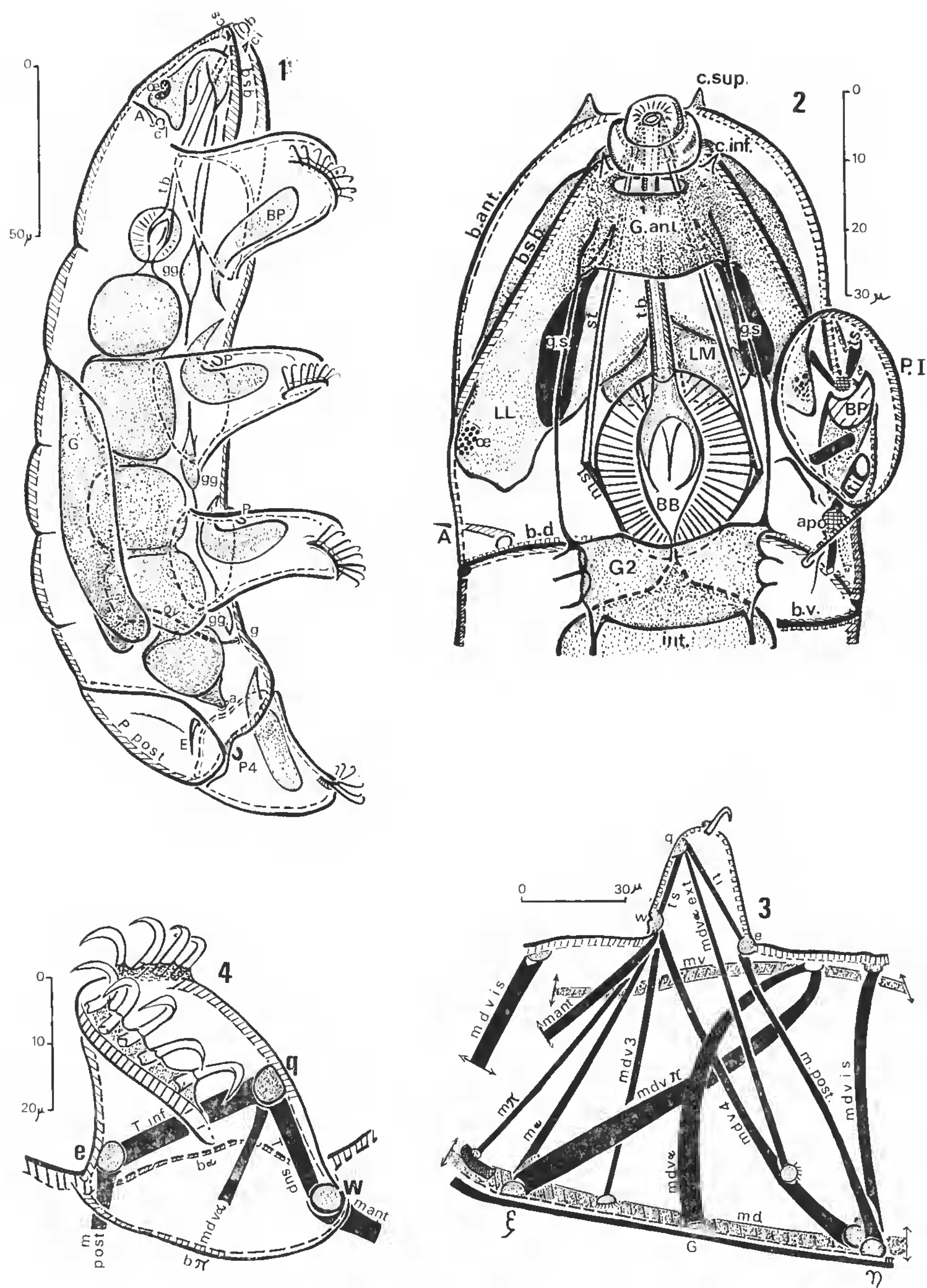


Fig. 1-4. — *Echiniscoides travei* n. sp. : 1, vue latérale en extension ; 2, extrémité céphalique, vue ventrale ; 3, musculature de la troisième patte droite, vue antiaxiale ; 4, détail de la musculature intrinsèque de la patte, vue paraxiale.

ture intrinsèque et extrinsèque de la patte agit directement sur l'orientation de la griffe (ts et ti) et la position de la patte (m.d.v. ext. α et π). J'ai utilisé de façon générale les abréviations de Marcus pour la PII pour les apodèmes de la patte (q, w et e). Les muscles antérieurs s'attachent bien avant les muscles dorso-ventraux intersegmentaires (m. d. v. i. s.), les autres restent à l'intérieur du segment délimité par ceux-ci. La musculature et l'attache musculaire ont été étudiées (Greven et Grohe, 1975) chez *E. sigismundi* : la structure fine correspond au schéma général des Hétérotardigrades et des Arthropodes.

Position systématique et diagnose différentielle

La récente famille des Echiniscoididae Kristensen et Hallas, 1980, regroupe le genre *Anisonyches* Pollock, 1975, et le genre *Echiniscoides* Plate, 1889. Ce dernier est représenté essentiellement par l'espèce *E. sigismundi* Schultze, 1865, largement répartie, et *E. hoepneri* Kristensen et Hallas, 1980, du Groenland. *E. hoepneri* a été décrit comme parasite de *Balanus balanoides*, tandis que *E. sigismundi* apparaît plutôt comme un commensal des genres *Balanus*, *Chtalamus*, *Eliminius* sur les rivages atlantiques ou méditerranéens (Europe du Nord, côte des États-Unis, Groenland, Espagne et Portugal). Les variations morphologiques rencontrées dans ces localités ont conduit Kristensen et Hallas (1980) à décrire cinq sous-espèces : *sigismundi*, *mediterranicus*, *groenlandicus*, *hispaniensis* et *galliensis*.

J. Renaud-Mornant (1977) a décrit une sous-espèce *E. sigismundi polyniensis* de Polynésie, présente aussi en Australie. Trois caractères séparent celle-ci des sous-espèces boréales de *sigismundi* : le court appendice de la troisième patte, les griffes et la sculpture de la cuticule. Kristensen et Hallas (1980) proposent de maintenir cette forme au rang subspécifique. Toutefois, l'absence d'épine à la troisième patte chez *Echiniscoides travei* n. sp., et la présence d'une papille à la deuxième paraissent des caractères intéressants des deux formes australes connues, *travei* et *polyniensis*, ainsi que la réduction des cirres. Par contre, *E. sigismundi polyniensis* est une petite espèce dont les caractères des griffes sont originaux dans le genre.

L'érection au rang d'espèce de *Echiniscoides travei* semble justifiée : cette espèce ne complète pas la série mais la perturbe : la grande taille, la régression des papilles et des appendices des pattes, le développement du cirre A, la discrétion de la papille céphalique nous engagent à proposer ce rang.

D'un point de vue biogéographique, l'existence de variations entre populations isolées de l'hémisphère Nord montre que *E. sigismundi*, espèce liée à un type de milieu, présente des variations pouvant aller jusqu'à la spéciation. Les caractères régressifs des appendices latéraux et des pattes des deux formes australes semblent laisser présager une parenté de ces formes : celle-ci devrait apparaître quand la faune australe sera mieux connue.

HABITAT ET ÉCOLOGIE

L'étage médio-littoral

Étant donné la faible amplitude des marées dans les régions subantarctiques (maximum 2,10 m, minimum 0,40 m ; moyenne 0,90 à 1,10 m), l'étage médio-littoral est de faible

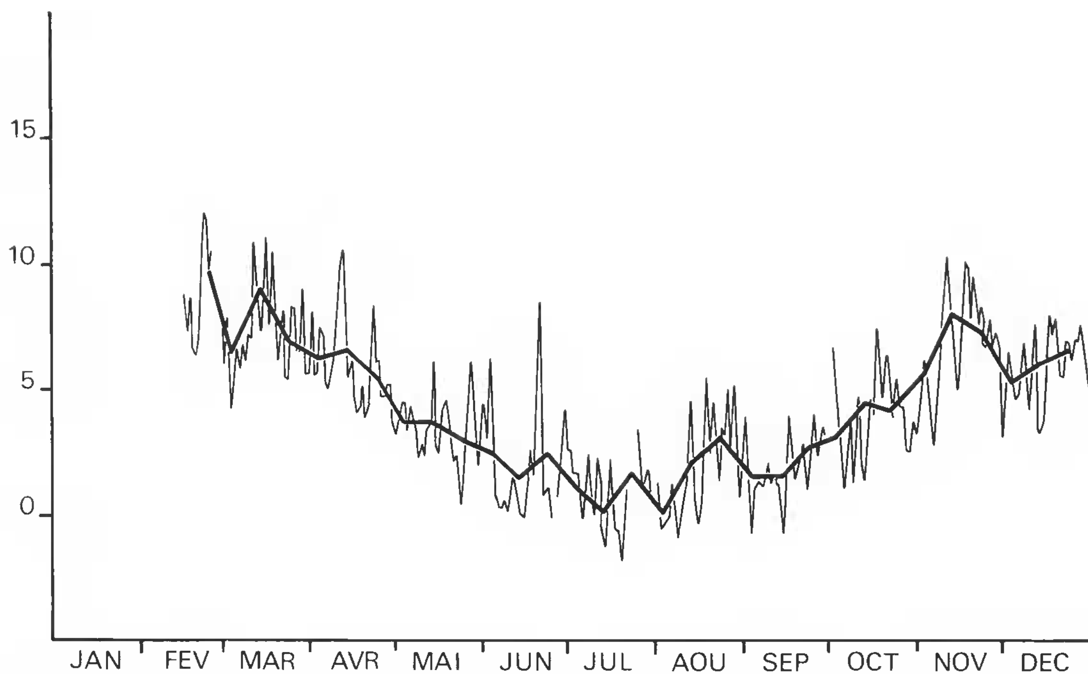


Fig. 5. — Variations thermiques au niveau d'une fissure. Étage médio-littoral. Moyenne journalière et par décade, d'après J. Murail (1976).

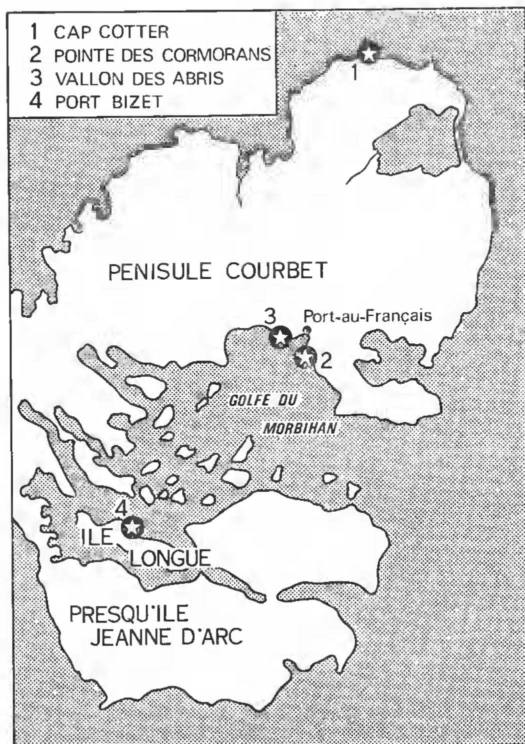


Fig. 6. — Pointe est de l'archipel de Kerguelen et stations prospectées.

puissance. Nous possédons des indications sur les conditions thermiques du médio-littoral rocheux d'après les études microclimatiques menées à Port-aux-Français en 1976, et en particulier des enregistrements effectués au niveau d'une fissure (fig. 5). Notons la faiblesse des variations thermiques saisonnières et leur tamponnement dû à la proximité de l'eau de mer.

Au niveau de la zone intertidale, le substrat rocheux (basaltique) est recouvert par les lichens incrustants du genre *Verrucaria*, remplacés plus bas par la Rhodophycée encroûtante *Hildenbrandtia lecannellieri*. A cette zonation des végétaux encroûtants se superposent les ceintures d'algues filamenteuses ou foliacées : Rhodophycées : *Porphyra*, *Chaetangium* ; Chlorophycées : *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Rhizoclonium*, *Ulothrix*, *Enteromorpha*. Les *Enteromorpha* colonisent surtout les cuvettes médio-littorales.

Parmi les localités prospectées et présentant diverses conditions hydrodynamiques, nous n'avons observé de Tardigrades qu'à Port-Bizet, situé sur la côte nord de l'île Longue, au fond du golfe du Morbihan (fig. 6).

Les biotopes de *E. travei*.

La station à *E. travei* est située au fond d'une anse protégée des vents dominants (en particulier des tempêtes de sud-ouest). Il s'agit donc d'un mode abrité.

En raison de ces conditions hydrodynamiques, la zonation végétale est nettement différenciée et « contractée » en altitude.

Dans la partie supérieure du médio-littoral, le substrat est colonisé par des Chlorophycées filamenteuses, parmi lesquelles *Ulothrix pseudoflacca* associée à *Porphyra* sp. (Rhodophycée à thalle foliacé). *Ulothrix pseudoflacca* présente l'aspect de coussinets très denses, de consistance gélatineuse lorsqu'ils sont exondés, constitués par l'enchevêtrement inextricable des thalles filamenteux. Cette texture provoque le « piégeage » des particules en suspension pendant la période d'immersion, et une forte rétention de l'humidité pendant l'exondation.

On peut considérer que ce biotope étant localisé aux environs du niveau moyen des pleines mers de morte-eau (P.M.M.E.), l'habitat de *E. travei* subit une immersion pratiquement quotidienne et se trouve rarement exondé plus de quelques heures par jour.

La faune associée

Les biotopes littoraux d'algues filamenteuses sont occupés par un petit nombre de groupes zoologiques relativement constants mais souvent représentés par un grand nombre d'individus. En raison du caractère seulement qualitatif des prélèvements, nous ne donnons pas d'estimations de densité (tabl. II).

— Oligochète Enchytraeidae

— Diptères : *Halirtus amphibius* (Chironimidae, Clunionidae) [1]

— Acariens : Oribatida Podacaridae : *Halozetes marinus*, *H. intermedius*. — Acaridida Hyadesidae : *Hyadesia* sp. — Gamasida.

1. Détermination Y. R. Delettre.

La présence d'Oligochètes et de Chironomides est l'indice de conditions hydriques favorables : le milieu ne doit pas subir de dessication intense. Remarquons que les groupes présents ont tous une affinité « terrestre ».

Tableau I. — Biotopes à Chlorophycées filamenteuses, localités prospectées.

Stations	Localisation géographique	Mode	Nombre de prélèvements totaux	Nombre de prélèvements contenant *E. travei*
Port-Bizet (4)	Ile Longue, golfe du Morbihan	abrité	4	2
Vallon des abris (3)	Port-aux-Français, golfe du Morbihan	semi-battu	1	0
Pointe des Cormorans (2)	Port-aux-Français, golfe du Morbihan	battu	3	0
Cap Cotter (1)	Côte Nord, Péninsule Courbet	très battu	3	0

Tableau II. — Peuplement des biotopes à algues, Chlorophycées filamenteuses.

Peuplement	Port-Bizet	Vallon des Abris	Pointe des Cormorans	Cap cotter
Tardigrades : *Echiniscoides travei*	++	—	—	—
Oligochètes : Enchytraeides	++	+	—	—
Diptères : Chironomidae	++	—	+	+
Diptères : Brachycères	—	+	—	+
Acariens, Oribates :				
Halozetes marinus	+	+	+	+
Halozetes intermedius	+	—	+	—
Acariens, Acaridida : *Hyadesia* sp.	+	—	+	—
Acariens, Gamasida	+	—	—	+

BIOLOGIE DE *ECHINISCOIDES TRAVEI*

On ne possède que peu de données sur la biologie des Tardigrades « littoraux ». Toutefois, Marcus (1927) et Grohe (1976) fournissent des éléments sur l'habitat et la biologie de *Echiniscoides sigismundi*, espèce voisine de *E. travei*, qui colonise la zone intertidale sur le littoral de la mer du Nord (Helgoland). Cette espèce vit dans les Entéromorphes (Chlorophycées) installées sur les parois rocheuses et les cailloux ; elle colonise surtout les touffes rases qui assurent une meilleure protection contre les vagues. Ce biotope pouvant subir une exondation d'une dizaine de jours, associée à un adoucissement par l'eau de pluie, *E. sigismundi* a développé des réponses physiologiques adaptées aux brusques variations de la pression osmotique du milieu. *E. sigismundi* se nourrit du contenu cellulaire des algues dont il perce la membrane à l'aide de ses stylets buccaux.

On le trouve aussi dans la zone à Balanes et à Moules. Il pourrait constituer un commensal facultatif de *Balanus balanoides* et *Mytilus edulis* (Green, 1950 ; Crisp et Hobart, 1954 ; Kristensen et Hallas, 1980).

L'habitat de *E. travei* bénéficie de conditions plus favorables : les périodes d'exondation sont plus réduites, et les coussinets denses de *Ulothrix* assurent une protection plus efficace contre la dessication et les mouvements de l'eau que ne le font les touffes de *Enteromorpha* facilement dissociables. Enfin, la présence de *E. travei* en mode abrité semble indiquer que cette espèce est relativement sensible à l'agitation de l'eau.

Le nombre de griffes et surtout la forte musculature des pattes constituent une adaptation à l'agrippement sur les algues filamenteuses. Ce caractère distingue le genre des Tardigrades « terrestres » non soumis à un milieu agité. Ces animaux littoraux sont les consommateurs primaires d'un milieu agité au même titre que les Oribates. Ils sont soumis à la prédation des Acariens carnivores (R. Schuster, 1979).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cuenot, L., 1932. — Tardigrades. *In* Faune de France, fasc. 24. Le Chevalier éd., Paris : 96 p.

Crisp, D. J., et J. Hobart, 1954. — A note on habitat of the marine Tardigrade *Echiniscoides sigismundi* (Schultze). *Ann. Mag. nat. Hist.*, **7** : 554-560.

Deharveng, L., 1980. — Collemboles des îles subantarctiques de l'Océan Indien. C.N.F.R.A.

Green, J., 1950. — Habits of the marine Tardigrade *Echiniscoides sigismundi*. *Nature*, **166** : 153-154.

Greven, H., et G. Grohe, 1975. — Die Feinstruktur des Integuments und der Muskelansatzstellen von *Echiniscoides sigismundi*. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **27** : 450-460.

Grohe, G., 1976. — Das marine Bärtierchen *Echiniscoides sigismundi*. *Mikrokosmos*, **5** : 129-132.

— 1976. — Zur verbreitung der tardigraden- Art *Echiniscoides sigismundi* in der Enteromorpha zone von Helgoland. *Faun Ökol. Mitt.* : 59-64.

Kristensen, R. H., et T. E. Hallas, 1980. — The tidal genus *Echiniscoides* and its variability, with erection of *Echiniscoididae* Fam. n. *Zool. scripta*, **9** : 113-127.

Marcus, E., 1927. — Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. *Zool. Jb.*, **53** ; 487-521.

— 1928. — Zur vorgleichenden anatomie und histologie der Tardigraden. *Zool. Jb.*, **45** : 99-158, 21 fig.

Murail, J. F., 1976. — Compte rendu d'une année d'enregistrement de facteurs physiques de l'environnement effectué aux îles Kerguelen en 1976. Non publié.

Pollock, L. W., 1975. — Observations on marine *Heterotardigrada*, including a new genus from western Atlantic Ocean. *Cah. Biol. mar.*, **16** : 121-142.

Ramazzotti, G., 1972. — Il phylum Tardigrada. *Memorie Ist. ital. Idrobiol* ; **28** : 732 p.

— 1972. — Tardigrada delle isole Kerguelen e descrizione della nuova species *Hypsibius* (I.) *renaudi*. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, **29** : 141-144.

Renaud-Mornant, J., 1976. — Tardigrades marins de Polynésie. *Cah. Pacif.*, **19** : 290-297.

Schuster, R., 1979. — Soil mites in marine environnement. *In* : Recent advance in Acarology, I : 593-613.

Travé, J., 1977. — Recherches sur les Microarthropodes terrestres de l'Archipel des Kerguelen. Étude quantitative. *In* : *A*daptation within Antarctique ecosystem. Gulf. Publishing company, Houston Texas : 1035-1055.

— 1979. — Observations préliminaires sur les Oribates de l'Archipel des Kerguelen. Proceedings of the 4th international congress of Acarology, 1974. Akademiai Miado, Budapest : 39-45.